植物分类学报
第20卷 第3期 ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA 1982年8月

论胡桃科植物的地理分布*

路安民
(中国科学院植物研究所)

胡桃科（*Juglandaceae*）是一个研究比较深入的类群。各区域性植物志已经基本完成[3,16,19–22,26,27]，有的属作了专著或修订性工作[15,23]，种类基本弄清。继 Nagel (1914)[25] 和 Leroy (1955)[17] 所作的总结性工作之后，Stone 和 Broome (1975)[30] 根据孢粉学的研究提出了一个分类系统，Manning (1978)[24] 利用形态学、解剖学、孢粉学、细胞学等方面的资料进行了综合性分析，使得属间的系统关系更加臻于自然。上述研究对于属、种的地理分布都作了记录，有的还作了分布图和比较详细的说明。

本文根据植物类群的系统发育和地理分布统一的原理，讨论胡桃科的地理分布，作为对该科全面进化研究的补充。

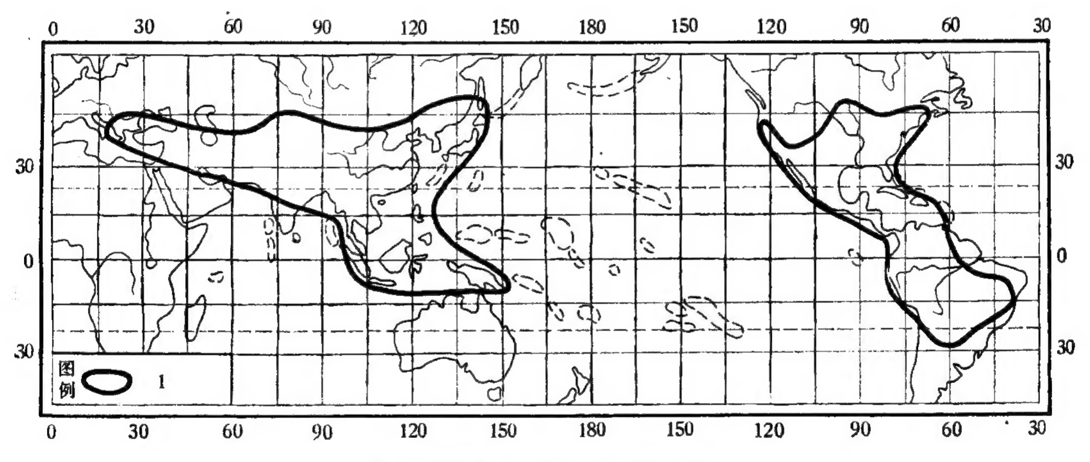


图1 胡桃科 *Juglandaceae* 的分布区

全世界胡桃科植物有9属71种，间断分布于欧、亚洲和美洲（图1），绝大多数种类分布于北半球，极少数种散布到南美洲大陆。它基本上是属于一个北温带科，但对亚热带、热带山地森林气候有着广泛的适应性。在欧洲，分布区的北界在巴尔干半岛的北部约北纬44°，在亚洲的北缘稍比欧洲偏北，个别种可达我国黑龙江省和苏联远东约北纬49°，如 *Juglans regia* L. 和 *J. mandshurica* Maxim. 的分布就可达到上述地区。在北美洲，分布区的北界在美国东北部约北纬46°—48°，分布最北的种如 *J. cinerea* L.。在亚洲，分布区的南缘约是南纬10°，如 *Engelhardia rigidia* Bl. 和 *E. aceriflora* (Reinw.) Bl. 可以分布到爪哇岛和伊里安岛。在南美洲，它的南缘达到约南纬29°，如分布阿根廷的 *J. australis* Griseb.。在非洲和大洋洲尚无胡桃科植物的记载。

---

* 本文承秦仁昌教授热情指教，李锡文同志审阅时提供宝贵意见，张芝玉、应俊生同志提了意见，田新智同志清绘插图，特此致谢。

一、属的系统位置及其分布式样

1. 黄杞属（*Engelhardia* Lesch. ex Bl.）是现存胡桃科植物最原始的属。分布区从我国长江流域以南地区通过中南半岛、大巽他群岛、菲律宾群岛到伊里安岛，大约位于北纬30°—南纬10°，东经82°—151°（图 2:1）。共有10种，其中我国长江以南到南岭以北中亚热带到南亚热带地区（东亚区南部）4种：*E. roxburghiana* Wall., *E. fenzelii* Merr., *E. colebrookiana* Lindl. ex Wall., *E. spicata* Lesch. ex Bl.；我国大陆热带地区、海南岛、台湾岛以及中南半岛和印度半岛东北部（东南亚区）8种，除同上区共有4种外，还有：*E. aceriflora* (Reinw.) Bl., *E. serrata* Bl., *E. unijuga* Chun ex P. Y. Chen, *E. hainanensis* P. Y. Chen，其中后2种为海南岛特有[9]；马来半岛、大巽他群岛和菲律宾群岛（马来西亚区）7种，除同前区共有5种外，还有 *E. apoensis* Ehmer. ex Bl. 和 *E. rigidia* Bl.，其中 *E. apoensis* 为本区特有；伊里安岛（巴布亚区）2种：*E. rigidia* 和 *E. aceriflora*，均与马来西亚区共有。根据上述统计，东南亚区和马来西亚区分布有该属全部种类，可以说是该属的多样化中心。本属分为2组：裸果黄杞组（Sect. *Psilocarpeae*）和黄杞组（Sect. *Engelhardia*）。裸果黄杞组由于花序顶生、两性花序、苞片仅托于子房和果实基部而不贴生于子房和果实，被认为是较原始的组，该组包括3种：*E. roxburghiana*, *E. fenzelii* 和 *E. unijuga*，均分布我国长江以南地区，只有 *E. roxburghiana* 通过中印半岛分布到苏门答腊岛和加里曼丹岛。黄杞组由于花序侧生、苞片贴生于子房和果实，较裸果黄杞组特化，分

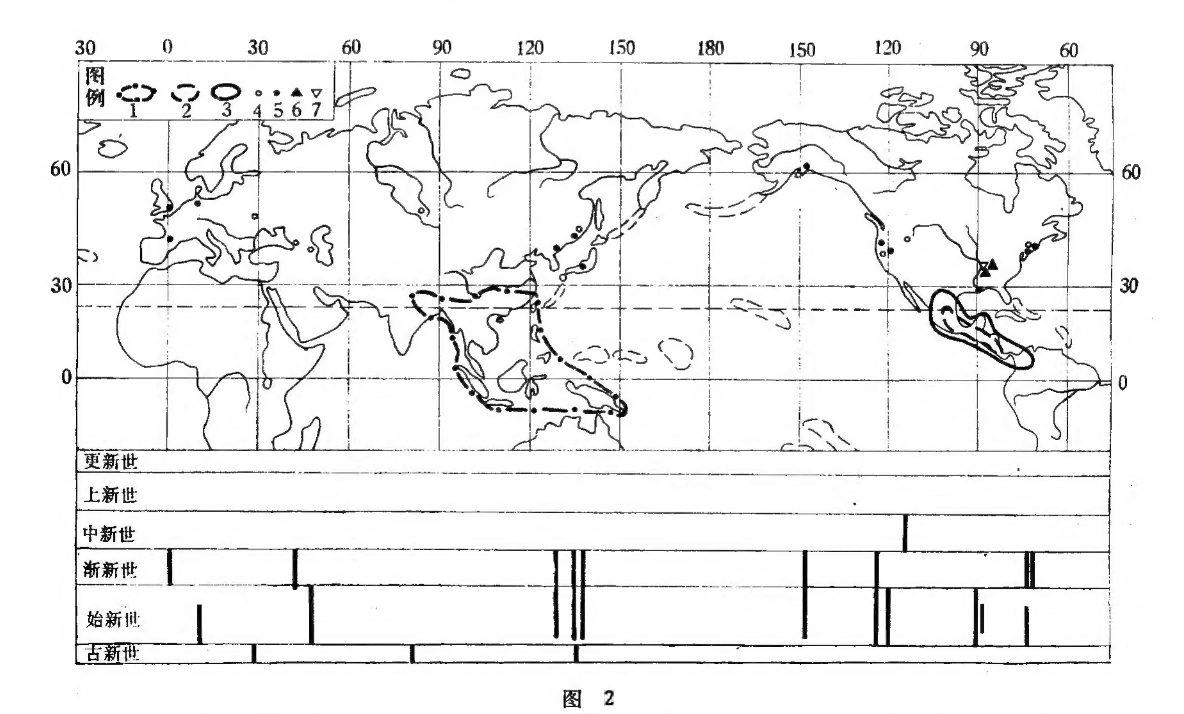


图 2

1.黄杞属 *Engelhardia* 的分布区； 2.美黄杞属 *Oreomunnea* 的分布区； 3.果黄杞属 *Alfaroa* 的分布区； 4.黄杞属 *Engelhardia* 的孢粉化石分布点； 5.黄杞属 *Engelhardia* 的具三裂苞片果实化石分布点； 6.化石属 *Paraoeromunnea* 和 *Paleooreomunnea* 的具三裂苞片果实化石分布点； 7.化石种 *Eokachyra aeolius* 的雄花序和雄花化石分布点。

布区的北界稍偏南，在我国贵州南部以南地区。可以看出，我国南部到中南半岛既是种类最多的地区（共 8 种）又是该属原始组分布地区，可以认为是该属的分布区中心。从黄杞属的分布还可以看出，东南亚岛屿和亚洲大陆存在密切的植物区系联系，那里分布的 7 种中有 6 种和大陆共有，说明在东南亚岛屿与大陆还没有分开时，黄杞属植物已经得到充分发展，地质学也证明东南亚岛屿同大陆的联系直到更新世才被中断。菲律宾群岛同大巽他群岛的关系更为密切，马来西亚区的 7 种中有 6 种在这两个群岛上共有，只有 *E. roxburghiana* 不分布到菲律宾群岛，而这一种正好在我国台湾岛分布，菲律宾群岛分布的 6 种台湾岛均无分布。显然，台湾岛同菲律宾群岛分离的时间远比台湾岛同大陆分离的时间早，地质学资料指出，从第三纪前半期它们之间就没有存在过任何联系，而菲律宾群岛与加里曼丹岛最后的一次连接在更新世才中断。伊里安岛显然是亚洲和大洋洲之间植物分布的障碍，黄杞属植物散布到这里以后，再不向南扩展，因此伊里安岛就成为黄杞属植物乃至胡桃科在东半球分布的最南界。

2. 美黄杞属（*Oreomunnea* Oerst.）是中美洲的特有属。它同黄杞属近缘，具有 3 裂苞片，在花序着生位置、花被组成、髓实心以及木材解剖和花粉形态等性状都十分接近黄杞属。因此，有的学者曾主张将该属归并入黄杞属。但是，该属叶对生（非互生）、子房 4—8 室（非 2 室至不完全 4 室）、苞片具 3 出脉（非羽状脉）等均不同于黄杞属，现在绝大多数人主张应单立一属。从历史的观点看，该属是分布亚洲热带黄杞属的替代属。仅有 2 种：*O. mexicana* (Standl.) Leroy 分布墨西哥南部到哥斯达黎加；*O. pterocarpa* Oerst. 仅分布哥斯达黎加，在这里形成属的分布中心。整个分布区约在北纬 8°—24 °之间（图 2:2），这个地区属热带雨林气候，因此它是热带山区森林成分。

3. 果黄杞属（*Alfaroa* Standl.）是美黄杞属的近缘属，果实向大型的、有利动物传布的方向发育，苞片相对地变小，两属有着共同祖先。从墨西哥通过中美洲散布到南美西北部的哥伦比亚，约在北纬 6°—29° 之间（图 2:3）。共计 7 种，其中 *A. costaricensis* Standl. 在分布区内广布，其余 6 种：*A. guanacastensis* Stone, *A. guatemalensis* (Standl.) L. O. Williams, *A. hondurensis* L. O. Williams ex Mann., *A. manningii* León, *A. mexicana* Stone, *A. williamsii* A. Molina 分布墨西哥南部到哥斯达黎加，形成该属的分布中心。它基本上是新热带中美洲的特有属，亦是热带山区森林成分。

根据生活的和化石的植物证据，黄杞属、美黄杞属和果黄杞属具有极密切的亲缘关系，Manning (1978)[24] 将它们归入同一个族（黄杞族 *Engelhardieae*）。为了便于分析，在说明其化石分布时我们将它们称作黄杞复合群（Engelhardian complex），除了包括现存 3 属外还有 4 个化石属。这个群的化石记录是比较丰富的。在苏联的乌克兰、西伯利亚和远东发现古新世的孢粉化石[10] 是目前最早的纪录。除此，孢粉化石还发现于苏联阿塞拜疆（渐新世）和格鲁吉亚（始新世），美国的东西海岸（始新世—渐新世）和落基山（中新世），以及我国南海北部涠洲组（渐新世）（图 2:4）。由于果实具有 3 裂苞片，化石鉴定比较可靠。它出现于（图 2:5）英格兰（渐新世）、法国南部（渐新世）、德国中部（始新世）和苏联远东、朝鲜、日本的始新世到渐新世，在北美洲美国的东西海岸和密西西比河湾、甚至高纬度的阿拉斯加都有发现，其地质年代属于始新世到渐新世。

值得着重提出的是，在美国东南部的田纳西和肯塔基西部的中新世沉积中，发现 4 个

化石属(图 2:6—7),即 *Paleooreomunnea*、*Paraengelhardia*、*Paraoreomunnia* 和 *Eokachyra*。前 3 个化石属都是根据具 3 裂苞片的果实建立的, Dilcher 等 (1976)[13] 分析了 3 裂苞片的形状、脉序及果实与苞片的比例,指出现存的 3 个属和化石属之间存在系统发育的联系,存在着苞片从羽状脉到 3 出脉、果实由小型到大型演化的各个阶段。 *Eokachyra* 是根据雄柔荑花序和雄花的化石建立的, Crepet 等 (1975)[11] 认为它同现存的黄杞复合群成员有共同祖先,或者是某些现代成员的祖先,按照苞片的脉序它更接近现在生存的美黄杞属。其次,在北美格林河植物区 (中始新世) 发现的化石种 *Engelhardia uintaensis* 其具 3 裂苞片的果实界于现代分布东亚的黄杞属和分布中美的美黄杞属之间, 但根据其具 3 出脉脉序, 更接近美黄杞属。在北美还有些化石种如 *E. mississippiensis* 和 *E. jacksonensis* 更相似现代亚洲的类型[18]。

化石纪录的分布说明,黄杞复合群在第三纪古新世到中新世在北半球是普遍分布的,北界可达到阿拉斯加。 该群作为胡桃科演化中的一个基础群 (basic group), 原始的黄杞属起源的时间至少应追溯到晚白垩纪。结合现代的分布以及现存的种对于生态环境的要求,它很可能起源于东南亚(指中国南部到中南半岛)带有周期性干旱的热带山区森林中。在第三纪前半期北半球的气候稳定而温暖的条件下,黄杞属得到广泛的散布,在始新世到渐新世在北美得到强烈的分化,形成黄杞复合群的演化系列。除了植物本身的演化之外,第三纪末、特别是更新世北半球大部分地区遭受冰盖,气候的剧变对于这样一个热带群大为不利,在中纬度到高纬度地区绝灭,在东半球黄杞属的分布区大大收缩形成现代的分布式样,在西半球大量的中间类型绝灭,美黄杞属和果黄杞属在中美洲热带得以生存并在那里发展起来。

4. 枫杨属 (*Pterocarya* Kunth) 是一个中级演化水平的属, 大概起源于已经绝灭的黄杞复合群植物或者两者有共同祖先,它同胡桃属有密切关系。本属 8 种,在亚洲成间断分布 (图 3:1)。*P. fraxinifolia* (Lam. ex Poir.) Spach 孤立地分布高加索山脉和伊朗北部,

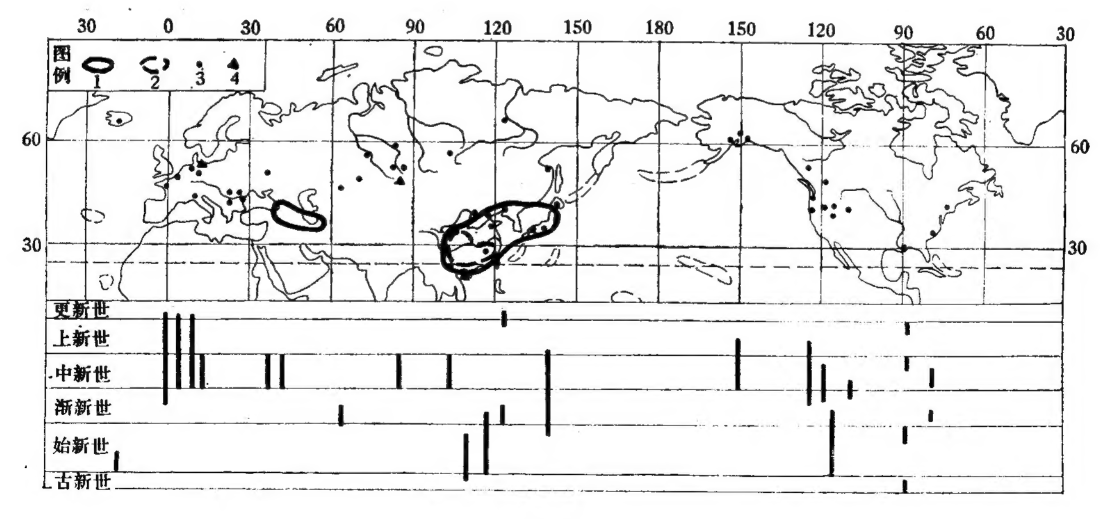


图 3

1. 枫杨属 *Pterocarya* 的分布区; 2. 青钱柳属 *Cyclocarya* 的分布区; 3. 枫杨属 *Pterocarya* 的化石分布点; 4. 青钱柳属 *Cyclocarya* 的果实化石分布点。

它是枫杨属中较原始组——枫杨组（Sect. *Pterocarya*）的成员。另外 7 种分布东亚，成为该属的主要分布区。*P. rhoifolia* Sieb. et Zucc. 分布日本和我国山东胶州湾，说明日本植物区系和中国东部植物区系存在密切联系，*P. stenoptera* C. DC. 在中国东部到西南部广布，其余 5 种：*P. hupehensis* Skan, *P. tonkinensis*（Franch.）Dode, *P. insignis* Rehd. et Wils., *P. macroptera* Batal. 和 *P. delavayi* Franch. 均分布我国秦岭南麓、湖北西部向西南到四川、贵州和云南，只有 *P. tonkinensis* 散布到越南北部。显然中国中部和西南部是该属的分布区中心。该属的原始组——枫杨组和较进化的水胡桃组（Sect. *Platyptera*）的显著不同在于冬芽无包被的芽鳞而裸露，这无疑是祖先类型生于比较温和而湿润气候的反映，现存的种一般也是生长在低山到中山地带的河溪岸边或林中，所以它起源于中国西南部到中部的亚热带山地森林是完全有可能的。

根据化石记录，枫杨属在始新世到上新世早期在北半球是普遍分布的（图 3:3）。按照 Iljinskaya（1953）[15] 和 Leopold 等（1972）[18] 分别对大化石和孢粉化石的统计，在欧洲、西伯利亚、亚洲东部、美国东西海岸和落基山都有记录，它的最北界可达到阿拉斯加和冰岛。在北美上新世末就开始绝灭，在欧亚大陆在更新世初才在中纬度到高纬度地区完全绝迹，这无疑是由于欧亚大陆北部和北美遭受冰盖的结果，只有在一些局部的植物“避难所”（如高加索山脉地区）保存下来，在东亚也就成为它的生存地。加之，喜马拉雅造山运动，亚洲西部隆升，枫杨属植物的进一步散布受到障碍，这就形成现代枫杨属的间断分布。

5. 青钱柳属（*Cycloptera* Iljinsk.）是由原始的枫杨属分化出的一个分支。过去曾作为枫杨属的一个组，最近 Manning（1978）[24] 主张作为一个亚属。由于它同枫杨属存在着正像 Iljinskaya（1953）[15] 所指出的一连串区别性状，我们仍然主张将它分立。它是中国的特有属，现仅存一种 *C. paliurus*（Batal.）Iljinsk.。分布区的北界约在秦岭南麓，向南约到北回归线以北，属中国亚热带地区（图 3:2），多星散地生长在低山到中山地带的比较湿润的森林中。根据其形态（如裸芽）及对生态环境的要求，极可能同原始的枫杨属类型起源于同一地区。

迄今为止，只有德国和苏联哈萨克东部中新世沉积中发现果实化石，定名为化石种 *C. cycloptera*（Schlecht.）Ilinsk.，后来在我国海南岛也发现早第三纪的果实化石（郭双兴 1978　油印稿）（图 3:4），在北美尚无记录。说明青钱柳属至少在早第三纪起源之后，在中新世已散布到欧亚大陆约北纬 52° 的地方，后来由于气候的变化，分布区大大向南退缩形成现代的分布式样。果实化石在海南岛的发现，说明海南岛同大陆相连的时期，青钱柳属植物的分布的南界稍比现代向南并得到发展，在该岛同大陆分离之后，才逐渐绝灭。

6. 胡桃属（*Juglans* L.）是比较进化的一个属，同枫杨属的关系密切，两属植物的髓部都成片状分隔，在雄花序的着生位置、花总苞的组成、心皮的方位、柱头的方位以及木材解剖等方面的性状都是十分相似的，特别是花粉类型清楚地表现出从枫杨属向胡桃属的进化趋势，因此该二属极可能有着共同祖先。胡桃属是一个欧、亚洲和美洲间断分布属。23 种分为 4 组，胡桃组（Sect. *Juglans*）和胡桃楸组（Sect. *Cardiocaryon*）分布欧、亚洲，黑胡桃组（Sect. *Rhysocayon*）和灰胡桃组（Sect. *Trachycaryon*）分布北美到南美。胡桃组（2 种）占据较大的分布区（图 4:1）。其中 *J. regia* L. 从欧洲东南部通过西亚、中

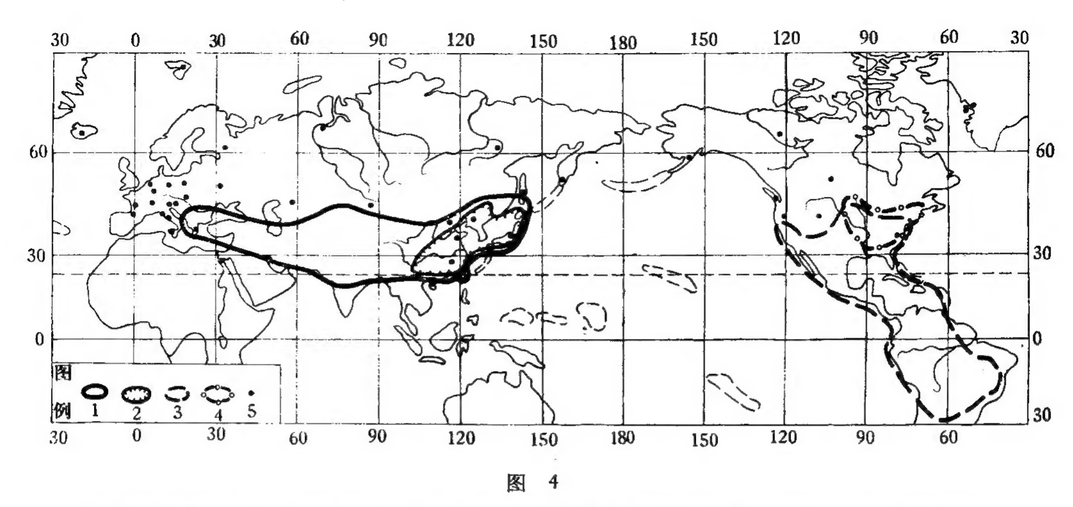


图 4

1.胡桃属胡桃组 *Juglans* sect. *Juglans* 的分布区； 2.胡桃属胡桃楸组 *Juglans* sect. *Cardiocaryon* 的分布区； 3.胡桃属黑胡桃组 *Juglans* sect. *Rhysocaryon* 的分布区； 4.胡桃属灰胡桃组 *Juglans* sect. *Trachycaryon* 的分布区； 5.胡桃属的化石分布点。

亚、喜马拉雅分布到东亚，*J. sigillata* Dode 分布喜马拉雅东南部和云南、贵州、四川西部。胡桃楸组(4 种)的分布区在中国东部、东南部和日本(图 4:2)。 *J. ailantifolia* Carr. 为日本特有，*J. hopeiensis* Hu 和 *J. mandshurica* Maxim. 由我国河北北部到东北至朝鲜北部，*J. cathayensis* Dode 主要分布中国亚热带地区山地,向南达到广西和台湾省。黑胡桃组(16 种)从北美南部通过中美散布到南美阿根廷中部(图 4:3)。其中美国东部和东南部(大西洋-北美区) 2 种,美国西南部和墨西哥北部 (索诺拉区) 6 种，墨西哥南部、中美和大安的列斯群岛(加勒比区) 8 种,南美 5 种。灰胡桃组(仅 *J. cinerea* L. 1 种),产美国东北部,是北美洲分布最北的一种 (图 4:4)。基于上述,中国东部到西南部山地既有较原始组胡桃组的成员又有较进化的胡桃楸组的成员，可认为这个地区是胡桃属的分布区中心。吴鲁夫(1944)曾指出,胡桃属非常可能发生于东亚的范围内 (中国高地)。根据其包括原始组在内无例外地都存在芽鳞的性状分析，它很可能是适应山区温带气候而发展起来的。 在美洲从索诺拉区到加勒比区有比较进化的黑胡桃组成员 11 种，占美洲种数的 64.7%，其中有 9 种在该地区是以局部地区特有种出现的,成为该属的次生发展中心。其余 5 种在南美的出现,无疑是后来散布和分化的结果。灰胡桃的化石曾在欧亚大陆发现，现在局限分布美国东北部,所以带有第三纪孑遗种的性质。

胡桃属植物的化石记录是十分丰富的,发现了大量的大化石(叶和果实)和孢粉化石,根据这些化石所发表的化石种不下数十种。Nagel (1914)[25] 和 Leroy (1955)[17] 都作过总结,根据他们的统计和后来的资料[1,2],胡桃属植物的化石最早出现在晚白垩世，古新世时就在北极区(如格陵兰)出现，始新世到上新世普遍分布于北半球 (图 4:5)。 除格陵兰外,高纬度地区的冰岛、斯匹次卑尔根群岛、拉多加湖畔、鄂毕河口地区、阿尔丹河流域、阿拉斯加以及加拿大的大熊湖畔都有发现;在西欧、东亚及北美北部等中纬度地区化石分布更为广泛;化石分布的最南端是在我国南海北部渐新世发现的。由此可见,在第三纪胡桃属的分布区是联系在一起的,现代所形成的间断分布是由于地质变迁和气候变化的结果。

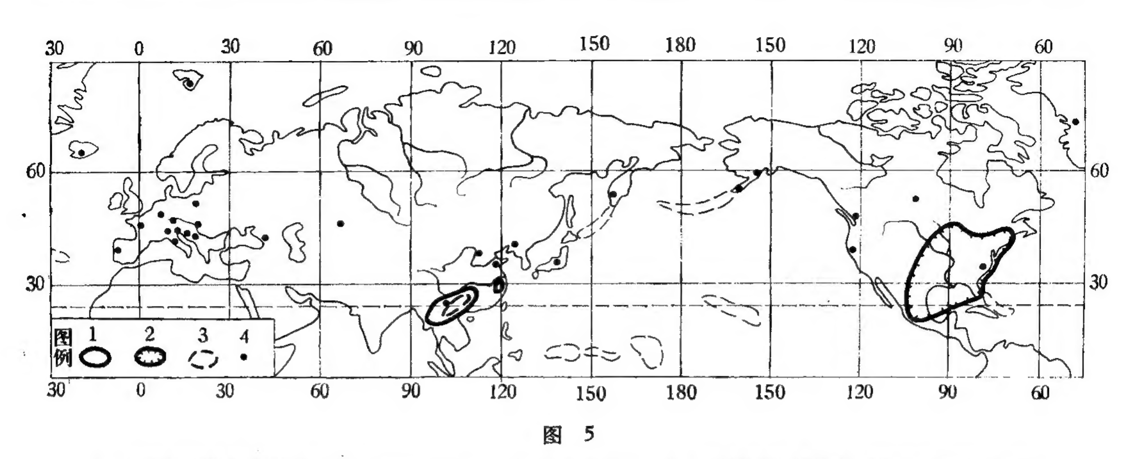


图 5

1.山核桃属华山核桃组 *Carya* sect. *Sinocarya* 的分布区； 2.山核桃属山核桃组 *Carya* sect. *Carya* 和镊合芽山核桃组 sect. *Apocarya* 的分布区； 3.喙核桃属 *Annamocarya* 的分布区； 4.山核桃属 *Carya* 的化石分布点。

欧亚大陆和北美的分离，特别是更新世的强烈冰盖，致使胡桃属植物遭受毁灭性灾难，在高纬度地区到大部分中纬度地区绝灭，使其分布区大大向南收缩和迁移，才形成现代的分布式样。

7. 山核桃属（*Carya* Nutt.）是胡桃科中演化最高级的属。其系统关系目前尚有分歧，Leroy（1955）[17] 根据心皮和果实维管束排列的研究，认为从喙核桃属（*Annamocarya*）通过山核桃属的一些种到胡桃属存在着演化发展系列，主张将它们放在一个族中。Manning（1978）[24] 认为山核桃属和胡桃属在雄花和雌花的总苞组成、心皮和柱头的方位、木材解剖、孢粉类型、髓的式样等重要性状都十分不同，它们是平行进化的结果。Stone（1973）[28] 根据果实演化、木材解剖以及孢粉的研究，认为山核桃属不仅是沿着不同进化线，而且是最进化的一个属。作者认为，这两个属大概在胡桃科演化的早期就已经分化而沿着不同路线发展。该属 18 种分为 3 组，间断分布东亚和北美(图 5:1—2)。裸芽山核桃组（Sect. *Sinocarya*）是最原始的组[8]，共 5 种，除 *C. cathayensis* Sarg. 孤立地分布我国浙江北部和安徽东南部，另外 4 种：*C. hunanensis* Cheng et R. H. Chang, *C. kweichowensis* Kuang et A. M. Lu, *C. tonkinensis* Lecomt., *C. poilanei* (Chev.) Leroy 从我国湖南西南部、贵州南部、广西西部、云南东南部到越南北部和老挝，各占据了一个隔离的分布区域，在这里形成了山核桃属在东亚的分布区中心，也很可能是它的发源地。山核桃组(Sect. *Carya*) 8 种，镊合芽鳞山核桃组（Sect. *Apocarya*）5 种，两组植物的冬芽都具包被的芽鳞，只是前者芽鳞为覆瓦状排列而后者为镊合状排列。它们比起裸芽山核桃组(芽裸露而无芽鳞)来得特化，显然是在进化中适应温带气候而发展起来的。这两组共计 13 种，星散分布美国东部和东南部，在那里成为它的次生发展中心，只有两种向西南分布到墨西哥北部。

据 Nagel（1914）[25] 和 Elias（1972）[14] 对山核桃属的大化石(主要是叶和果实)和孢粉化石的统计，在始新世到中新世分布于北美洲的美国西部、西北部、东南部和高纬度的阿拉斯加，及格陵兰岛；在欧洲中部以及高纬度的冰岛、斯匹次卑尔根群岛均有丰富的记载。在苏联高加索西部(中新世到上新世)、哈萨克(渐新世)、堪察加半岛和日本(中新世到上新世)亦有报道。在我国山东临朐(中新世)曾发现叶化石和核果化石，另外在抚顺(始新

世)、山西繁峙(第三纪)、山东(始新世到早渐新世)以及南海北部(渐新世)发现了孢粉化石。可见,山核桃属在第三纪广布于北半球,当时的分布区是连在一起的(图 5:4),这就对现代分布区的间断成为可以理解,正像胡桃属那样是由于后来的地质变迁和气候变化所造成的结果。在第三纪以后,在东亚该属植物不再剧烈分化,这里的种一致地还保持一些原始的状态,分布区也是相互隔离的,所以带有古老的第三纪孑遗性质。然而在北美,它是以适应温带气候发展起来的较为进化的一群,所以具有发展的性质。

8. 喙核桃属(*Annamocarya* A. Chev.)是一个单种属,同山核桃属的关系极为密切,可能是由山核桃属的祖先类型分化出的一个分支。有的植物学家主张将它作为山核桃属的一个组,由于雄花序常 3 条以上集成一束、自当年生枝叶腋内 2—3 束叠生,雌花总苞裂片在 4 枚以上,外果皮裂瓣亦为 4 瓣以上,我们仍主张分立。该属分布于一个较狭小的地区,从我国贵州东南部、广西西部、云南东南部到越南北部(图 5:3)。显然,它所要求的生态条件同裸芽山核桃组的成员相似,而且分布区也在这个地区重叠,因此它们很可能都发生在这个区域。该属分化之后,未得到广泛发展,虽然尚无可靠化石证据,从系统发育可以推断,它也是一个古老的第三纪类型。

9. 化香属(*Platycarya* Sieb. et Zucc.)是一个在系统发育上十分隔离的小群,Manning (1978)[24] 将它分割为一个独立亚科——化香亚科(*Platycaryoideae*),以和其它属所隶属的胡桃亚科(*Juglandoideae*)并立。作者赞成这种划分,并认为它所表现出的许多原始性状(如两性花序生于枝端、苞片同子房及果实分离、球果状果序、苗的第 1 对真叶为单叶、子叶节具 1 个叶隙 2 叶迹等),不可能从现存属的任何类型发展而来,可能是同其它群有着一个早已绝灭的共同祖先。该属 2 种:*P. strobilacea* Sieb. et Zucc. 和 *P. longipes* Wu,前一种分布我国黄河以南地区,向东散布到朝鲜南部和日本,向西南散布到越南北部;后一种仅分布我国贵州、广西和广东西北部(图 6:1)。多生于温暖、湿润的低山到中山地带

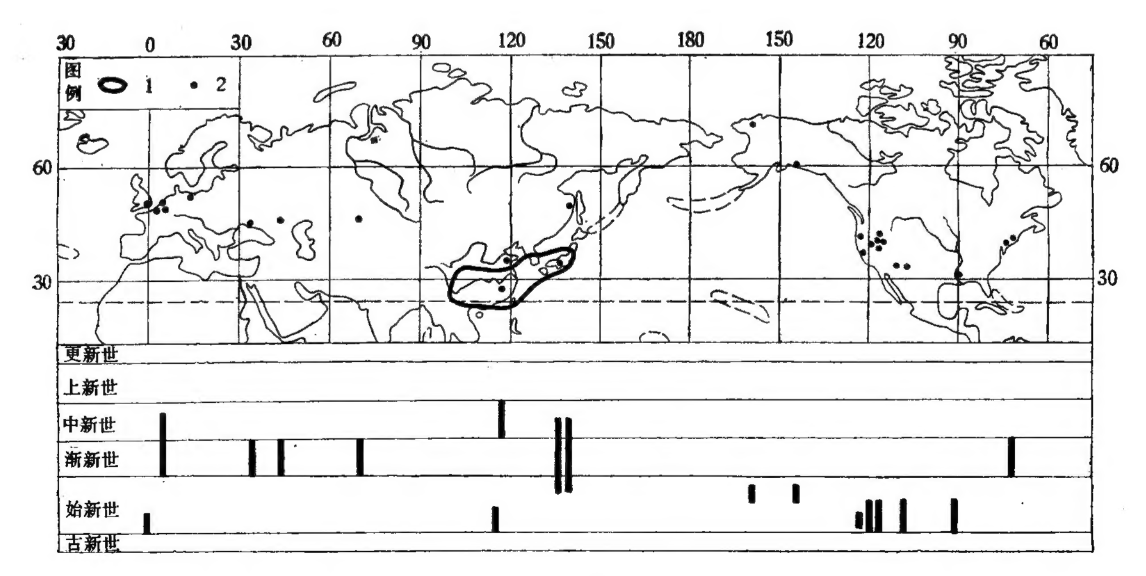


图 6

1. 化香属 *Platycarya* 的分布区; 2. 化香属的化石分布点。

的杂木林中，属于亚热带到暖温带山区森林成分。

据 Leopold 和 Macginitie (1972)[18] 对于孢粉化石 (图 6:2) 统计，化香属植物在始新世几乎同时期在北美落基山地区、密西西比河湾和英国伦敦粘土中发现，其孢粉形态和现代种十分相像，只是花粉粒稍大。在伦敦粘土中发现的大化石确信同现代种密切相关。此外，在美国西部和西南部(始新世)、阿拉斯加(晚始新世)，我国江西清江组(始新世)、山东(中新世)，苏联远东和日本(晚始新世到早中新世)，西欧、苏联西南部和美国东部海岸(渐新世到中新世)，都发现化香属植物的孢粉化石或大化石。由此可见，它从中新世已在北美渐渐消失，在欧亚大陆北部大约在上新世时就逐渐灭亡。加之，后来在北半球的气候剧变，冰盖影响，分布区大大退缩，仅在东亚保存下来，因此化香属也是一个古老群。

基于以上分析，胡桃科属的分布可归纳为以下分布类型：

(一) 热带分布类型

1. 热带亚洲分布：黄杞属 *Engelhardia*，喙核桃属 *Annamocarya*。

2. 热带中美洲分布：美黄杞属 *Oreomunnea*，果黄杞属 *Alfaroa*。

(二) 温带分布类型

3. 西亚-东亚间断分布：枫杨属 *Pterocarya*。

4. 欧亚-美洲间断分布：胡桃属 *Juglans*。

5. 东亚-北美间断分布：山核桃属 *Carya*。

6. 东亚分布：青钱柳属 *Cyclocarya*，化香属 *Platycarya*。

二、种 的 分 布

全世界胡桃科植物计 71 种 4 亚种 15 个变种，我们在统计分析时将亚种和变种包括在种的分布区内。分布情况如下：

1. 各区种数的比较：按照 Takhtajan (1969)[31] 对于世界植物区系的划分，胡桃科植物在各区的分布如表 1。按照各个区种数多少的排列是：东亚区(23/7*)、东南亚区(16/7)、加勒比区(16/3)、大西洋-北美区(15/2)、索诺拉区(10/3)、马来西亚区(7/1)、巴布亚区(2/1)、安第斯区(3/1)、欧洲-西伯利亚区(2/2)、委内瑞拉区(2/1)、亚马逊区(2/1)、地中海区(1/1)、西亚-中亚区(1/1)、巴西利亚区(1/1)。可见，东亚区不论从属数还是种数都占第一位，东南亚区居第二位。但是在两个区并非均衡散布，全部 7 属和绝大多数种主要分布中国秦岭、长江以南地区到越南北部。

2. 各区特有种的比较：在现存的 71 种胡桃科植物中，在欧、亚洲和美洲两个间断分布区没有一个共有种，大多数种都是以地区特有种出现的。据表 1 中统计，各区特有种总数达到 53 种，占全部种数的 74.6%，只有 18 种跨跃 2—3 个分布区，仅占总种数的 25.4%。其中，大西洋-北美区、加勒比区、东亚区、索诺拉区和东南亚区等 5 个种数较多的区，特有种分别占本区种数的 86.7%、81.3%、56.5%、50% 和 31.3%。根据我们对胡桃科各属系统发育和地理分布的分析，欧亚大陆各区的多数特有种带有古特有种的性质，而北美和南美各区的多数特有种带有新特有种的性质。

---

* 分母代表属数，分子代表种数，下同。

表 1 胡桃科诸属植物在各区的分布种数

种数 属 / 分布区	黄杞属 Engelhardia	美黄杞属 Oreomunnea	果黄杞属 Alfaroa	枫杨属 Pterocarya	青钱柳属 Cycloptera	胡桃属 Juglans	山核桃属 Carya	喙核桃属 Annamocarya	化香属 Platycarya	总属数	总种数	特有种数
欧洲-西伯利亚区				1		1				2	2	1
地中海区						1				1	1	
西亚-中亚区						1				1	1	
东亚区	4			6	1	6	3	1	2	7	23	13
东南亚区	8			2	1	1	2	1	1	7	16	5
马来西亚区	7									1	7	1
巴布亚区	2									1	2	
大西洋-北美区						3	12			2	15	13
索诺拉区			2			6	2			3	10	5
加勒比区		2	6			8				3	16	13
委内瑞拉区						2				1	2	1
亚马逊区						2				1	2	1
安第斯区						3				1	3	
巴西利亚区						1				1	1	

表 2　胡桃科植物在中国各省(区)或地区分布的种数

种数 / 属 \ 省(区)或地区	云南	贵州	西藏	四川	广东	广西	湖南	湖北	河南	台湾	福建	浙江	江西	江苏	安徽	山东	河北	山西	内蒙	陕西	甘肃	西北	东北
黄杞属	5	2	1	1	5	4	1			1	1	1	1										
枫杨属	4	2		5	1	1	1	4	1		1	2	1	1	1	2	1			4	1		1
青钱柳属	1	1		1	1	1	1	1			1	1	1	1	1								
胡桃属	3	3	2	3	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1	3	3	1	2	2	1	2
山核桃属	1	1				1	1					1			1								
喙核桃属	1	2				2	1																
化香属	1	2		1	2	2		1	1	1	1	1	1	1	1					1	1		
总属数	7	7	2	5	5	7	6	4	3	3	5	6	5	4	5	2	2	1	1	3	3	1	2
总种数	16	13	3	11	10	13	7	8	4	3	6	8	6	5	6	3	4	3	1	7	4	1	3

3. 胡桃科植物在中国的分布：中国有 7 属 28 种，属的分布占了很大比例，种的分布也是最多的地区，因此研究在中国的分布是十分重要的。表 2 是在各省（区）或地区分布的情况，依照种数的多少排列如下：云南(16/7)、广西(13/7)、贵州(13/7)、四川(11/5)、广东(10/5)、湖北(8/4)、浙江(8/6)、湖南(7/6)、陕西(7/3)、江西(6/5)、江苏(6/5)、安徽(6/5)、福建(6/5)、甘肃(4/3)、河南(4/3)、河北(4/2)、台湾(3/3)、东北(包括辽宁、吉林和黑龙江三省)(3/2)、山东(3/2)、山西(3/1)、内蒙(1/1)、西北（包括宁夏、青海和新疆三省区)(1/1)。显然，云南省无论从属数或种数都居全国首位。按照吴征镒教授（1979）[5] 关于中国植物区系分区，我们以云南高原地区为中心，如果将同它毗邻地区(横断山地区、华中地区、滇黔桂地区、北部湾地区、南海地区北部、滇缅泰地区）包括在内，这个区域(我们在下文将称为中国西南部到中部地区）分布了 7 属 26 种，这对我们下面的讨论将极为重要。

三、讨　　论

1. 分布区中心

分布区中心的确定，我们基于两条原则：(1) 种类分布最多的地区，即多度中心；(2) 分布的植物种类能够反映该类群系统演化各主要阶段的地区，即多样化中心。根据对于属、种分布的分析和统计，在欧亚，以中国秦岭、长江以南地区到越南北部(即东亚区南部到东南亚区北部)种类最多，尤其是以中国西南部到中部最为丰富，分布着欧亚大陆所有的属和26种，占总属数的 7/9 和总种数的 36.6%；在美洲，以美国西南部到中美(即索诺拉区到加勒比区)种类最丰富，具有美洲分布的全部属和 20 种，占总属数的 4/9 和总种数的 28.2%。因此，我们认为东亚区的南部到东南亚区的北部是胡桃科的分布区中心或称第一分布中心，索诺拉区到加勒比区是次生分布区中心或称第二分布中心。

然而胡桃科的起源地在何处？这还应作具体分析。根据化石资料，在第三纪胡桃科

的大部分属广布北半球，结合现代的分布分析，它是起源于古北大陆(劳亚古陆)。目前所获得的化石证据，对于我们理解现代分布式样形成的原因、起源的大概时间、迁移的途径等有重要帮助，但对于揭示它的起源地和类群间亲缘关系证据仍显不足，而且还存在着矛盾，因此我们必须着重于现存类群的分析。在现存的9个属中，黄杞属是最原始的属，它的分布区在亚洲东南部，而该属的原始组裸果黄杞组的所有3个成员则分布中国南部到中南半岛，它们多生于具有周期性干旱的热带山区森林中。根据胡桃目(*Juglantales*)的系统发育，现代多数系统学家[12,31]都主张马尾树科(*Rhoipteleaceae*)和胡桃科有共同祖先，而归入同一个目，马尾树科又较胡桃科原始。根据孢粉学证据[29]，马尾树科这个单种科的马尾树(*Rhoiptelea chiliantha* Diels et Hand.-Mazz.)的花粉壁结构和黄杞(*E. roxburghiana*、当时还包括 *E. fenzelii*)的花粉壁结构有许多共同特征，只是黄杞的花粉萌发孔为3(5)内孔，比之马尾树更为特化，它们可能共同起源于早已绝灭的"前胡桃植物"。马尾树的分布区在我国贵州南部、广西西部、云南东南部到越南北部，也在裸果黄杞组植物的分布区之内。因此我们推测，中国西南部到中南半岛北部带有季节性干旱的热带山区森林中极可能就是胡桃科植物的发源地。在胡桃目演化的早期，在这里既发生了马尾树科植物又产生了原始的胡桃科植物。

通过对于胡桃科中各个属的系统发育和地理分布的分析，还可以看出，胡桃科在上述地区发生之后，首先在中国西南部和中部以及中南半岛北部充分地得到分化。其根据不仅是这个地区出现了欧亚大陆分布的全部7个属，反映了胡桃科演化的各主要阶段，更重要的是胡桃科在演化中几个主要分枝的原始类群都出现在这里。例如：枫杨属的原始组——枫杨组的多数成员以及同它有共同祖先的青钱柳属；山核桃属的原始组——裸芽山核桃

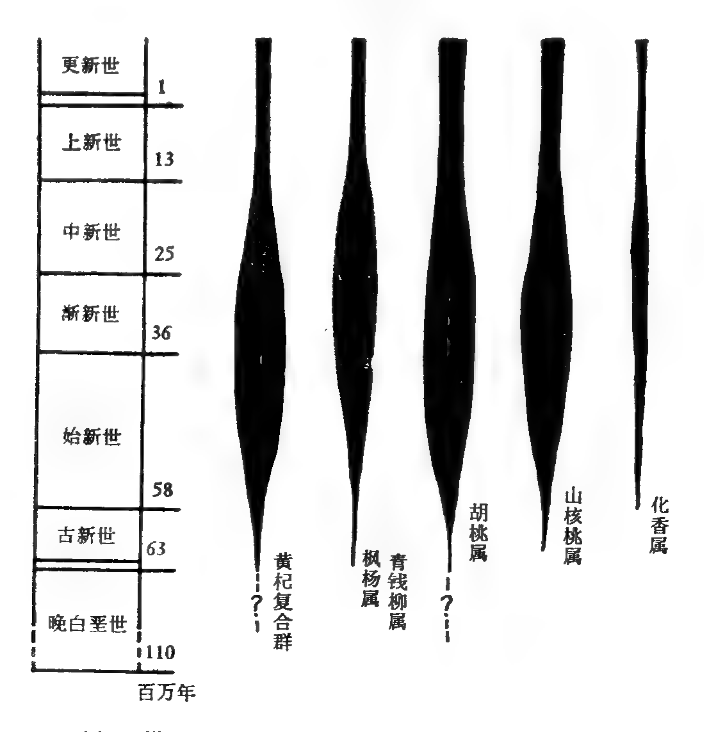


图7 胡桃科 *Juglandaceae* 化石出现的地质年代示意图

组的多数成员以及同它有共同祖先的喙核桃属；胡桃属的原始组——胡桃组；以及在胡桃科演化早期就分化出的化香属都在这个地区出现，有的只限定分布于这个地区。因此，中国西南部和中部以及中南半岛的北部是胡桃科早期的分化中心。从而证明吴征镒教授(1964)[4]关于"……我国南部、西南部和中南半岛在北纬20°—40°间的广大地区最富于特有的古老科属。这些第三纪古热带起源的植物区系即是近代东亚温带、亚热带植物区系的开端，这一地区就是它们的发源地，也是北美、欧洲等北温带植物区系的开端和发源地。"的论点。

2. 起源的时间

化石资料证明，胡桃科植物在晚白垩世开始出现，从古新世到始新世几乎所有的类型都出现了(图7)，到渐新世均已广泛分布北半球。因此胡桃科植物及其分布区起源的时间至少应该追溯到晚白垩世早期或者早白垩世，那时已经发生现已绝灭的原始类型。

3. 散布的途径

胡桃科植物起源之后，首先在中国南部和中南半岛得到发展和散布。在当时北半球气候稳定而温暖的条件下，迅速扩展到欧亚大陆，并达到高纬度地区。并通过两条途径散布到北美(图8)：一条是欧洲—格陵兰—北美；一条是亚洲—白令陆桥—北美。黄杞复合群在北美得到充分分化，形成许多衍生群，由于后来气候变化，这样一个需要温暖的群就开始在北美大陆灭亡，一部分类型向南迁移到达中美热带地区获得生存地并发展起来，在那里分化出美黄杞属和果黄杞属。枫杨属散布到北美以后，未得到强烈分化，于上新世在北美和欧亚大陆北部开始绝灭，仅在高加索地区保存下来一个孑遗种。青钱柳属看来未得到充分发展，中新世只达到欧亚大陆的中纬度地区。胡桃属在散布的过程中得到充分的发展，至少现代仅分布美国东北部的灰胡桃组已在欧亚大陆北部广泛分布，而黑胡桃组在北美、特别后来在美国西部到中美分化出许多种，并通过中美传布到南美大陆。山核桃属进入北美得到发展，分化出山核桃组和镰合芽山核桃组，特别在美国东部和东南部形成众多类型，成为它的发展中心。化香属进入北美后，中新世就开始消失，在欧亚大陆北部上新世时才逐渐灭亡。

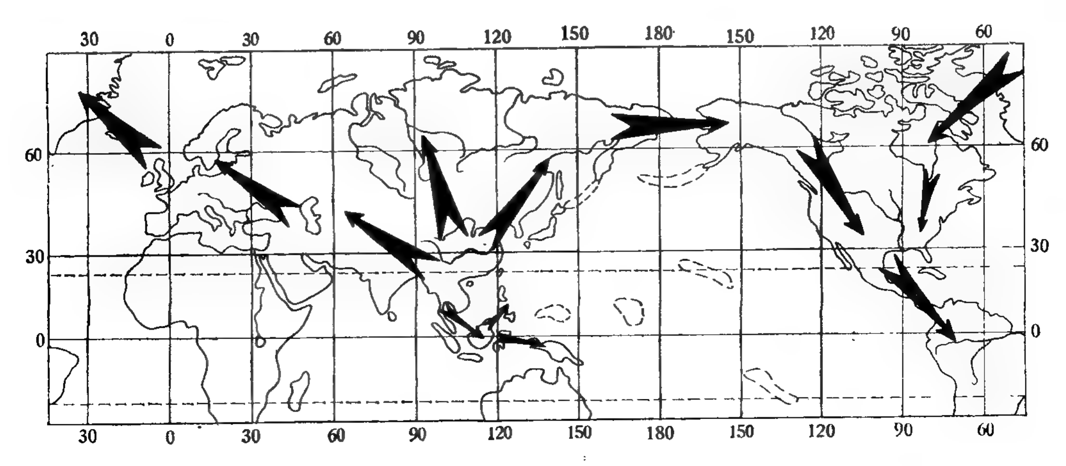


图8 胡桃科 *Juglandaceae* 散布的路线示意图(箭头表示散布的方向)

根据以上对于胡桃科分布区起源和散布的分析，可以绘制出一个起源地和迁移路线示意图(图 8)，作为对本节的小结。

4. 现代分布式样的形成及其原因

“任何一类植物现代的分布，就是在那一类植物存在的整个时期中在地球上出现的地质剧变及气候变迁的反映”[6]。正如我们在属的分布中已经说明的，胡桃科所形成的两个大间断分布区以及许多小的间断分布，一方面是由于大陆的变迁：欧亚大陆和北美的分离，东南亚岛屿同亚洲大陆的分离，菲律宾同加里曼丹岛的分离，以及日本、我国台湾岛和海南岛同大陆的分离等等，这就形成了大大小小的由海洋分割的间断；另一方面是由于气候的变化：特别是第三纪末和第四纪的冰川作用，北半球大部分地区遭受冰盖，胡桃科植物乃至绝大多数植物在这些地区绝灭，只有在一些局部“植物避难所”和影响较小的地区保存下来，因此东亚也就成为胡桃科植物的生存地之一，气候的成带变化在北美相当的纬度上也就成为它的另一个生存地，并形成以陆地隔离的间断，如枫杨属现代分布区的间断和裸芽山核桃组在东亚形成的间断就是这样。除了吴鲁夫所指出的原因之外，作者认为还必须考虑到植物类群的进化和植物对于变换的生态环境的适应性质。例如，胡桃科起源于带有季节性干旱的热带山区森林中，它的原始类群绝大多数为裸芽，这无疑是祖先类型处于温暖而湿润环境的标志；为了扩大其分布以适应温带的环境，比较进化的类群其冬芽都出现了包被的芽鳞。又如，植物在遭受严酷的气候影响时，只要稍有条件它仍能顽强地保存自己，一旦条件好转，它就可能发展起来，像高加索枫杨能从第三纪保存至今就是一例。再如，植物要使自己得到繁荣，不断“探索”新的环境，只要条件允许它就会发展起来，像美黄杞属和果黄杞属植物在中美洲能得以发展就是这个原因。

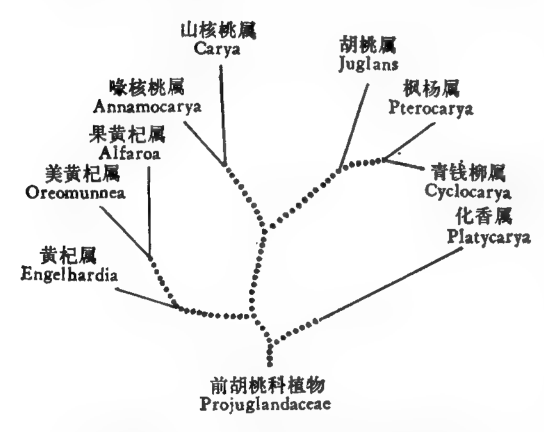


图 9 胡桃科 *Juglandaceae* 植物属间的演化关系
(虚线表示已绝灭的植物，实线表示现存的植物)

5. 胡桃科植物属间的演化关系

根据前面我们对于各个属系统位置的讨论和植物类群共同起源的学说，以及植物类群系统发育(时间)和地理分布(空间)统一的观点，提出一个属间演化关系的图式(图 9)。作为作者对于胡桃科植物系统发育看法的小结。

参考文献

[1] 中国科学院北京植物研究所等，1978：中国新生代植物，科学出版社。
[2] 孙湘君等，1981：南海北部早第三纪涠洲组孢粉组合，植物分类学报，**19** (2)：186—194。
[3] 匡可任、路安民，1979：胡桃科，中国植物志，**21**：6—44。
[4] 吴征镒，1964：中国植物区系的热带亲缘，一九六四年北京科学讨论会论文集，总 168，127—137。
[5] ———，1979：论中国植物区系的分区问题，云南植物研究，**1** (1)：1—20。
[6] 吴鲁夫，1943 (仲崇信等译，1960)：历史植物地理学引论，科学出版社。
[7] ———，1944 (仲崇信等译 1964)：历史植物地理学，科学出版社。

[8] 张若蕙、路安民，1979：中国山核桃属的研究，植物分类学报，**17** (2)：40—44。
[9] 陈邦余，1981：海南黄杞属植物二新种，植物分类学报，**19** (2)：250—252。
[10] Akhmetyev, M. A. and G. M. Bratzeva, 1973: Fossil remains of the genus Engelhardtia from Cenozoic deposits of Sidhote-Alin and Southern Primorye. in *Rev. Paleobot. Palynol.* **16**: 123—132.
[11] Crepet, W. L., D. L. Dilcher and F. W. Potter, 1975: Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: A catkin with juglandaceous affinities. in *Amer. Journ. Bot.* **62** (8): 813—823.
[12] Cronquist, A., 1968: The evolution and classification of flowering plants. Houghton Mifflin Company, Boston.
[13] Dilcher, D. L., F. W. Potter and W. L. Crepet, 1976. Investigations of angiosperms from the Eocene of North America: juglandaceous winged fruits. in *Amer. Journ. Bot.* **63**(5): 532—544.
[14] Elias, T. S., 1972: The genera of the Juglandaceae in the Southeastern United States. in *Journ. Arnold Arbor.* **53**: 26—51.
[15] Iljinskaya, I. A., 1953: Monograph of the genus Pterocarya Kunth. in B. K. Schischkin, *Fl. Syst. Pl. Vascul.* **10**: 7—123. (in Russian)
[16] Jacobs, M., 1960: Juglandaceae in C. G. G. J. van Steenis (editor), Fl. Malesiana. Ser. 1, **6**: 143—154.
[17] Leroy, J. F., 1955: Etude sur les Juglandaceae. in *Mém. Mus. Natl. Hest. Nat.*, Sér. B, Bot. **6**: 1—246.
[18] Leopold, E. B. and H. D. Macginitie, 1972: Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains. in A. Graham, Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America, Chapter 12, 147—200. Elsevier Publishing Company, Amsterdam-London-New York.
[19] Manning, W. E., 1949: The genus Carya in Mexico. in *Journ. Arnold Arbor.* **30**: 425—432.
[20] ——————, 1957: The genus Juglans in Mexico and Central America. in *Journ. Arnold Arbor.* **38**: 121—150.
[21] ——————, 1959: Alfaroa and Engelhardia in the New World. in *Bull. Torrey Bot. Club* **86**. 190—198.
[22] ——————, 1960: The genus Juglans in South America and West Indies. in *Brittonia* **12**: 1—26.
[23] ——————, 1966: New conbinations and notes on Engelhardia (Juglandaceae) of the Old World. in *Bull. Torrey Bot. Club* **93**: 34—52.
[24] ——————, 1978: The classification within the Juglandaceae. in *Ann. Missouri Bot. Garden* **65**: 1058—1087.
[25] Nagel, K., 1914: Studien über die Familie der Juglandaceen. in *Bot. Jahrb. Syst.* **50**: 459—530.
[26] Sargent, C. S., 1933: Manual of the trees of North America. Ed. 2, rev. Houghton Mifflin Company, Boston.
[27] Stone, D. E., 1968: New World Juglandaceae. A new species of Alfaroa from Mexico. in *Amer. Journ. Bot.* **55**: 477—484.
[28] ——————, 1973: Patterns in the evolution of amentiferous fruits. in *Brittonia* **25**: 371—384.
[29] ——————, et C. R. Broome, 1971: Pollen ultrastructure: evidence for relationship of the Juglandaceae and the Rhoipteleaceae. *Pollen et Spores* **13**: 5—14.
[30] ——————, 1975. Juglandaceae A. Rich. ex Kunth. World Pollen and Spore Flora. **4**: 1—35.
[31] Takhtajan, A., 1969: Flowering plants: origin and dispersal (translated by C. Jeffrey). Oliver et Boyd: Edinburgh.

ON THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE JUGLANDACEAE

LU AN-MING
(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

The present paper aims to discuss the geographical distribution of the *Juglandaceae* on the basis of unity of the phylogeny and the process of dispersal in the plants.

The paper is divided into the following three parts:

1. The systematic positions and the distribution patterns of nine living genera in the family *Juglandaceae* (namely, *Engelhardia, Oreomunnea, Alfaroa, Pterocarya, Cyclocarya, Juglans, Carya, Annamocarya* and *Platycarya*) are briefly discussed. The evolutional relationships between the different genera of the *Juglandaceae* are elucidated. The fossil distribution and the geological date of the plant groups are reviewed. Through the analysis for the geographical distribution of the Juglandaceous genera, the distribution patterns may be divided as follows:

A. The tropical distribution pattern

a. The genera of tropical Asia distribution: *Engelhardia, Annamocarya.*

b. The genera of tropical Central America distribution: *Oreomunnea, Alfaroa.*

B. The temperate distribution pattern

c. The genus of disjunct distribution between Western Asia and Eastern Asia: *Pterocarya.*

d. The genus of disjunct distribution between Eurasia and America: *Juglans.*

e. The genus of disjunct distribution between Eastern Asia and North America: *Carya.*

f. The genera whose distribution is confined to Eastern Asia: *Cyclocarya, Platycarya.*

2. The distribution of species

According to Takhtajan's view point of phytochoria, the number of species in every region are counted. It has shown clearily that the Eastern Asian Region and the Cotinental South-east Asian Region are most abundant in number of genera and species. Of the 71 living species, 53 are regional endemic elements, namely 74.6% of the total species. The author is of the opinion that most endemic species in Eurasia are of old endemic nature and in America of new endimic nature. There are now 7 genera and 28 species in China, whose south-western and central parts are most abundant in species, with Province Yunnan being richest in genera and species.

3. Discussions of the distribution patterns of the *Juglandaceae*

A. The centre of floristic region

The centre of floristic regions is determined by the following two principles: a. A large number of species concentrate in a district, namely the centre of the majority; b. Species of a district can reflect the main stages of the systematic evolution of the *Juglandaceae*, namely the centre of diversity. It has shown clearly that the southern part of Eastern Asian region and the northern part of Continental South-east Asian Region (i.c. Southern China and Northern Indo-China) are the main distribution centre of the *Juglandaceae*, while the southern part of Sonora Region and Caribbean Region (i.c. South-western U.S.A., Mexico and Central America) are the secondary distribution centre.

As far as fossil records goes, it has shown that in Tertiary period the *Juglandaceae* were widely distributed in northern Eurasia and North America, growing not only in Europe and the Caucasus but also as far as in Greenland and Alaska. It may be considered that the *Juglandaceae* might be originated from Laurasia. According to the analysis of distribution pattern for living primitive genus, for example, Engelhardia, South-western China and Northern Indo-China may be the birthplace of the most primitive Juglandaceous plants. It also can be seen that the primitive genera and the primitive sections of every genus in the *Juglandaceae* have mostly distributed in the tropics or subtropics. At the same time, according to the analysis of morphological characters, such as naked buds in the primitive taxa of this family, it is considered that this character has relationship with the living conditions of their ancestors. All the evidence seems to show that the *Juglandaceae* are of forest origin in the tropical mountains having seasonal drying period.

B. The time of the origin

The geological times of fossil records are analyzed. It is concluded that the origin of the *Juglandaceae* dates back at least as early as the Cretaceous period.

C. The routes of despersal

After the emergence of the Juglandaceous plant on earth, it had first developed and dispersed in Southern China and Indo-China. Under conditions of the stable temperature and humidity in North Hemisphere during the period of its origin and development, the Juglandaceous plants had rapidly developed and distributed in Eurasia and dispersed to North America by two routes: Europe-Greenland-North America route and Asia-Bering Land-bridge-North America route. From Central America it later reached South America.

D. The formation of the modern distribution pattern and reasons for this formation.

According to the fossil records, the formation of two disjunct areas was not due to the origin of synchronous development, nor to the parallel evolution in the two continents of Eurasia and America, nor can it be interpreted as due to result of transmissive function. The modern distribution pattern has developed as a result of the tectonic movement and of the climatic change after the Tertiary period. Because of the continental drift, the Eurasian Continent was separated from the North American Continent, it had formed a disjunction between Eurasia and North America. Especially, under the glaciation during the Late Tertiary and Quaternary Periods, the continents in Eurasia and North America were covered by ice sheet with the exception of "plant

refuges", most plants in the area were destroyed, but the southern part of Eastern Asia remained practically intact and most of the plants including the *Juglandaceae* were preserved from destruction by ice and thence became a main centre of survival in the North Hemisphere, likewise, there is another centre of survival in the same latitude in North America and Central America.

E. Finally, the probable evolutionary relationships of the genera of the *Juglandaceae* is presented by the dendrogram in the text.